©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Wien

Initialprogramm der Sektion PP (Production Processes) des Internationalen Biologischen Programms. IBP-Publ.

Nr. 4

Produktion und Strahlungsnutzung bei *Helianthus annuus, Zea mays* und *Phaseolus vulgaris* während der gesamten Vegetationszeit

Von Karl Burian

Mit 24 Abbildungen (Abb. 3 auf Tafel 1)

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 24. Jänner 1969 durch das w. M. Richard Biebl)

I. Einleitung

Im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) führte eine Arbeitsgruppe des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien ein Grundlagenprogramm über die Produktivität dreier Kulturpflanzen aus.[1]

Diese Versuchsreihe und ihre einheitliche Methodik wurde von G. E. Blackman (1964) als „Initial Programme" der Sektion Production Processes (PP) vorgeschlagen. Die allgemeine Durchführung dieses Programms soll eine Vergleichsgrundlage für die speziellen Produktions-Untersuchungen der verschiedenen IBP-Teams bilden; im Falle der Wiener Arbeitsgruppe für die Untersuchung der Primärproduktion in den *Phragmites*-Beständen des Neusiedler Sees.

[1] Die Arbeitsgruppe steht unter der Leitung von Prof. Dr. Richard Biebl, dem Vorstand des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien. Die sorgfältige Betreuung der Kulturen und große Teile der Bestimmungen sind Herrn cand. phil. Peter Tuschl zu verdanken.

O.Ö. LAN BIBLIOT IM

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Als Versuchsort stand der Versuchsgarten „Augarten" des Pflanzenphysiologischen Institutes im Stadtgebiet von Wien zur Verfügung. Der Grundgedanke des Programmaufbaues war es, während der gesamten Dauer der Vegetationszeit an immer neuen Aussaaten von *Zea mays*, *Helianthus annuus* („Pole Star") und *Phaseolus vulgaris* („Canadian Wonder") die Produktivität der Pflanzen im gleichen, jugendlich vegetativen Stadium festzustellen. Es sollte auf diese Weise die Nutzung der einstrahlenden Energie im Zusammenhang mit anderen ökologischen Faktoren und ihre Fixierung in pflanzlicher Biomasse unter weitgehend standardisierten Bedingungen untersucht werden.

Das sortenreine Saatgut aller drei Arten stellte der Initiator dieses Versuches, Prof. BLACKMAN — Oxford, freundlicherweise zur Verfügung. Um die notwendige Sortenreinheit auch in der Auswertung exakt zu berücksichtigen, wird in der Darstellung auf die Werte einer ersten Ernte verzichtet, obwohl sie durchaus in die Verlaufskurven passen würden. Die erste Aussaat wurde nämlich als Vorversuch mit anderem Saatgut durchgeführt.

II. 1. Methodik

Kleinste Einheit der Kultur war eine mit reinem Marchsand gefüllte Fichtenholzkiste, deren lichte Weite 25 cm im Kubus betrug. Die Sandkultur wurde deshalb gewählt, um die Ernährungsbedingungen für alle Versuchspflanzen gleichzuhalten. Als Nährlösung fand die Zusammenstellung Hoagland Nr. 3 Verwendung (Zusammensetzung bei SCHROPP, 1951, S. 131). Unter Berücksichtigung des besonderen Eisenbedarfs der Gramineen wurden 0,05‰ $FeCl_3 \cdot 6\,H_2O$ zugegeben. Die Gesamtkonzentration der in der Sand-Wasser-Kultur verwendeten Nährlösung betrug wegen des jugendlich-vegetativen Zustands der Versuchspflanzen nicht die üblichen 1,5 ‰, sondern nach entsprechender Verdünnung 0,5‰. Diese Vorsichtsmaßnahme schaltete eventuelle Salzschäden der jungen Wurzeln aus, obwohl im Durchschnitt pro Woche zweimal mit einer gemessenen Menge der Nährlösung gegossen wurde. Den Pflanzen stand darüber hinaus die natürliche, registrierte Regenmenge und in niederschlagsarmen Perioden eine gemessene Menge Leitungswasser zur Verfügung. Da es in diesem Versuch nicht nötig war, optimale Nährsalz- und Wasserversorgung zu gewährleisten, darf vielleicht gesagt werden, daß die Versorgung ausreichend war und gleichmäßig für alle Versuchspflanzen. Das wird durch das völlige Ausbleiben von Trockenschäden und Mangelsymptomen dokumentiert.

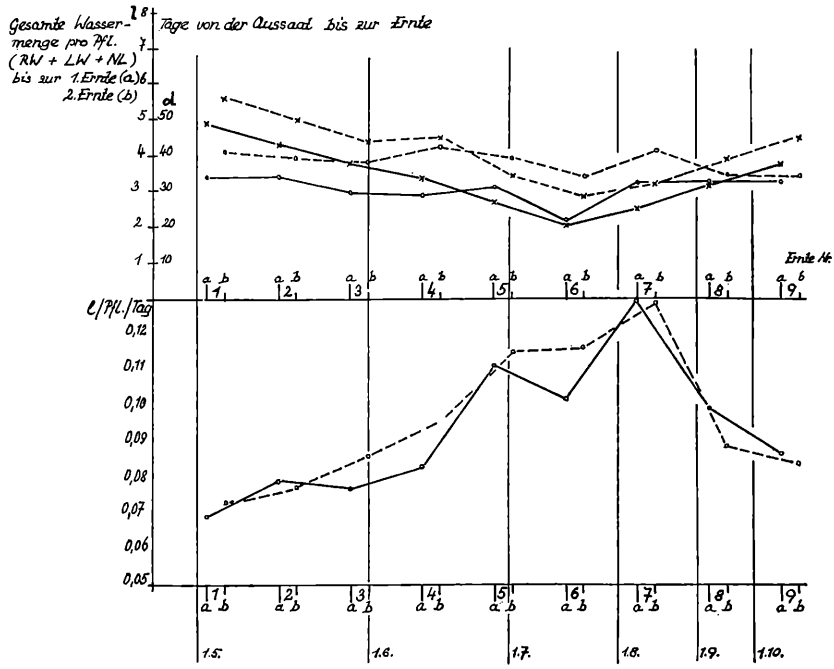

Abb. 1. Oben: o—o gesamte Flüssigkeitsmenge in Liter/Pflanze (Regenwasser + Leitungswasser + Nährlösung) bis zur 1. Teilernte (a). o - - - o bis zur 2. Teilernte (b); x—x Tage bis zur 1. Teilernte; x - - - x Tage bis zur 2. Teilernte. Unten: Liter/Pflanze pro Tag bis zur 1. Teilernte ——; bis zur 2. Teilernte

Abb. 1 zeigt in Verlaufskurven im oberen Teil die gesamte, pro Pflanze zur Verfügung gestellte Flüssigkeitsmenge bis zur ersten und zweiten Teilernte. Diese Menge schwankt zwischen Mai und Oktober nur unwesentlich, die im unteren Teil dargestellte Menge pro Tag dagegen weist entsprechend der stärkeren Transpiration und Evaporation bei hohen Temperaturen und entsprechend der variablen Aufwuchszeit bis zum Erntestadium starke Schwankungen auf. Leitungswasserzugabe erfolgte prinzipiell schon nach der Austrocknung der Sandoberfläche.

Nach jeder Teilernte (s. u.) wurden sofort bei allen zur Auswertung vorgesehenen Pflanzen die Frischgewichte der einzelnen Organe bestimmt. Bei *Helianthus* und *Phaseolus* wurde eine Trennung in Wurzeln, Stengel und Blattstiele und schließlich Blätter durchgeführt, bei *Zea* war nur eine Trennung in oberirdische

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und unterirdische Organe möglich. Die Bestimmung der Blattflächen erfolgte photoplanimetrisch[2]. Bei dieser Methode wird ein kleinerer Fehlerwert erreicht als bei Handplanimetrierung. Nach 24stündiger Trocknung bei ca. 90°C wurden schließlich die Trockengewichte bestimmt.

II. 2. Klima-Registrierung

Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit wurden von einem geeichten Thermohygrographen registriert, der in einer genormten Wetterhütte der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik in Pflanzenhöhe, etwa 50 cm über der Bodenfläche, aufgestellt war. Die Niederschläge wurden mit Hilfe eines Ombrometers erfaßt. Die Registrierung der Einstrahlung erfolgte mit einem Sternpyranographen nach DIRMHIRN (1958, vgl. TRANQUILLINI 1960), der eine gleichmäßige Empfindlichkeit im PhAR-Spektrum aufweist. Nach WALTER (1960) besteht die einwandfreie Form der Lichtmessung in der Bestimmung des Energiegehaltes des sichtbaren Spektrums. Durch den Pyranographen wird auch ein Teil der UV- und der IR-Strahlung erfaßt und die gesamte Energieeinstrahlung in diesem Bereich in $cal \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$ registriert. Damit ist die Gesamtmenge der registrierten Energieeinstrahlung ein Maß der photosynthetisch verwertbaren Strahlung, resultierend aus den Absorptionskurven der Chlorophylle und akzessorischer Pigmente innerhalb der spektralen Verteilung des Tageslichtes. Nur die Chlorophyllabsorptionskurve aus dem Tageslicht auszufiltern und auf diese Weise eine „photosynthetisch wirksame Strahlung" zu messen, scheint inkorrekt, da im Photosystem II auch die akzessorischen Pigmente, vor allem Primärcarotinoide, für die Photosynthese wirksam werden (vgl. RICHTER 1969, SIMONIS 1960). Eine gewisse Schwierigkeit ergibt sich bei der Umrechnung der einstrahlenden Energie in die üblicherweise angegebene Beleuchtungsstärke. Bei bedecktem Himmel entsprechen einer Einstrahlung von 1 $cal \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ 1450 Lux, bei wolkenlosem Himmel je nach Sonnenstand 1100 bis 1300 Lux (TURNER 1958). Aus diesem Grund wurde auf eine Umrechnung im allgemeinen verzichtet. Es wurde aber für die strahlungsintensivste Erntezeit eine durchschnittliche Beleuchtungsstärke von etwa 40.000 Lux errechnet; das absolute, nur 2 min dauernde

[2] Der Bau des Photoplanimeters für diesen Versuch ist den Herren Dr. HARALD BOLHÁR-NORDENKAMPF und Dr. WOLFGANG ROTTENBURG zu danken. Es basiert auf Lichtdifferenzmessung durch seriengeschaltete Photowiderstände.

Einstrahlungsmaximum des Sommers 1968 lag trotz der Position im Stadtgebiet etwas über 100.000 Lux.

Die Maßgrößen, in denen Temperatur und Einstrahlung im folgenden angegeben werden: Temperaturmittel der Kalenderwochen bzw. der davon abweichenden Ernteintervalle; mittlere Einstrahlung/Stunde in $cal \cdot cm^{-2}$; Tages- und Wochensummen; mittlere Tagessumme der Einstrahlung in $cal \cdot cm^{-2}$ während der Ernteintervalle.

II. 3. Statistik und Maßgrößen

Im Experimentaufbau sind zwei Schritte der statistischen Sicherung auf dem Weg einer optischen Auswahl eingebaut. Pro Art und Aussaat wurden in 30 zu einem Block angeordneten Kisten je 10 oder mehr Pflanzen zur Keimung gebracht (Abb. 2 und 3). Nach der Keimung setzt die erste Auswahl ein: in jeder Kiste verblieben nur die 4 gleichmäßigsten Exemplare. Eine zweite Auswahl wurde durch das Erntemuster der Kisten getroffen. Die 16 am gleichmäßigsten bewachsenen Kisten wurden in 2 Achterblöcken mit den künftig auszuwertenden Pflanzen in die Mitte gestellt, die 14 anderen rundherum als ökologischer „Schutzwall" angeordnet. Daß das keine überflüssige Maßnahme ist, zeigte ein Randzonenphänomen, nämlich ein Zurückbleiben der Pflanzen in den Randkisten, wahrscheinlich auf Grund der stärkeren Bodenverdunstung. Nach Erreichen einer bestimmten Entwicklungshöhe — und zwar bei *Helianthus* und *Phaseolus* nach dem Erscheinen des 3. Blattpaares, bei *Zea* des 5. Blattes — wurde in der ersten Teilernte ein Achterblock ausgewertet, nach einer Woche in der zweiten Teilernte der andere.

Die ermittelten Trockengewichts-, Frischgewichts- und Assimilationsflächenwerte wurden pro Pflanze und Ernte einer statistischen Berechnung unterworfen. Mit einer für die elektronische Datenverarbeitung vereinfachten Formel[3] bestimmten wir den Bereich des wahren Mittels für die einzelnen Organe und die ganze Pflanze:

$$M = \frac{Sx}{n} \pm t \sqrt{\frac{\frac{Sx^2}{n} - \left(\frac{Sx}{n}\right)^2}{n-1}}$$

Sx = Summe der Einzelwerte
n = Zahl der Messungen
t = variabler Faktor, Wahl nach der erwünschten Wahrscheinlichkeit.

[3] Herrn Dr. Franz Peroutka, Wien, bin ich für seine wertvolle Hilfe bei der mathematischen Behandlung des vorliegenden Materials zu Dank verpflichtet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

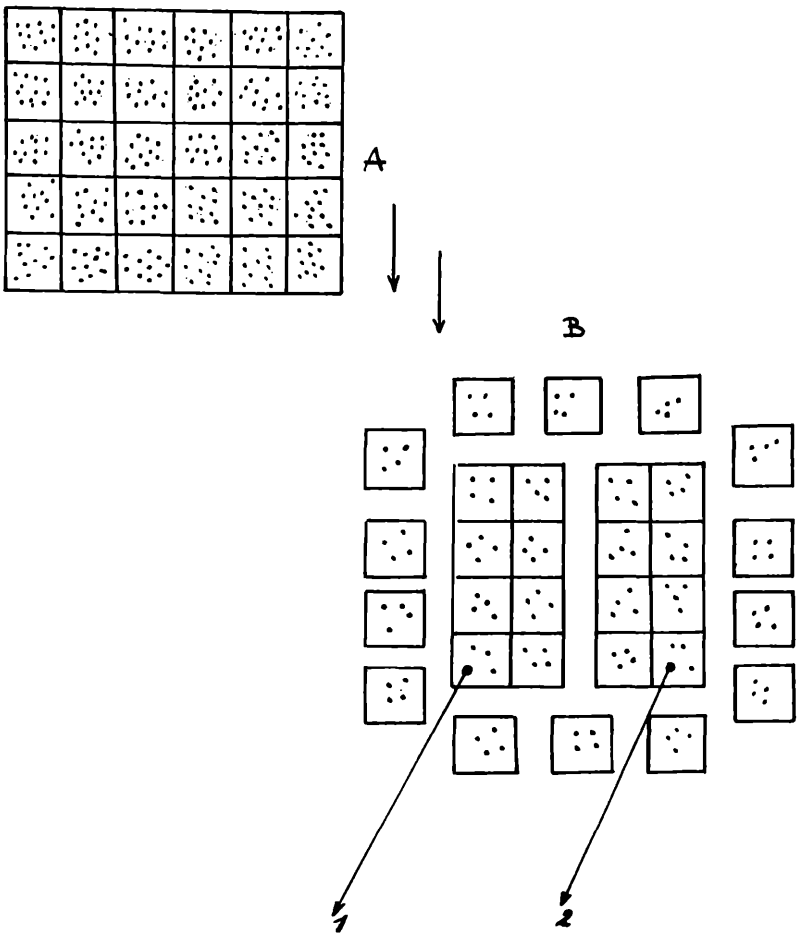

Abb. 2. Anordnung und Auswahl der Versuchspflanzen. A: Aussaat; B: Erntemuster für die Teilernten (1, 2).

Die ±-Abweichungen vom arithmetischen Mittel $\frac{Sx}{n}$ bei 90% Wahrscheinlichkeit des Bereichs des wahren Mittels M wurden neuerdings statistisch behandelt. Die höchste Abweichung von den in der Folge angegebenen Werten liegt mit 90% Wahrscheinlichkeit bei ± 6,65%, mit 99% bei ± 6,9%. Diese mögliche Abweichung ist für Produktionsuntersuchungen nicht sehr hoch.

Die von WALTER (1948) angegebene Bestimmung der Assimilationsleistung setzt eine sehr genaue Blattflächenbestimmung voraus:

$$AL = \frac{\text{Trockengewichtszunahme}}{\text{mittl. Blattfläche x Tage}} \text{ in } g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$$

Dieser Wert wurde berechnet. Da jedoch die Blattflächenbestimmung auf photoplanimetrischem Weg, obwohl der Handplanimetrierung an Genauigkeit überlegen, nicht an die Exaktheit etwa der Wägemethode herankommt, blieb als bester und verläßlichster Wert unserer Bestimmungen das Trockengewicht (vgl. WILLIAMS 1946).

Aus diesem Grund wurde das Maß der Produktivität nach folgender Formel bestimmt:

P = Zuwachs in % des Anfangsgewichtes (Anfangsfläche) pro Tag = $\% Z \cdot d^{-1}$. Diese Formel sichert die Möglichkeit, auch die Zunahme der Assimilationsflächen in gleicher Weise zu berechnen. Schließlich bestimmten wir eine Nutzungszahl durch die Beziehung $N = P \cdot E^{-1}$, wobei der Faktor E als die mittlere Einstrahlungssumme pro Tag im Intervall zwischen 1. und 2. Teilernte zu verstehen ist. Nachteil der Größe N ist es jedoch, daß sie sich schwer mit der Temperatur in Beziehung setzen läßt; aus P lassen sich jedoch Licht-Temperatur-Produktionsdarstellungen rekonstruieren (vgl. MÜLLER 1928).[4]

Zur Statistik sei noch angemerkt, daß von etwa 10.000 während der Kulturzeit gekeimten Pflanzen mehr als 80% durch die verschiedenen Auswahlschritte eliminiert wurden. Die in der vorliegenden Arbeit angegebenen Werte basieren auf der Bestimmung von 1728 Exemplaren von *Helianthus*, *Zea* und *Phaseolus*.

[1] Für die zentrale Computer-Auswertung der I. P. werden andere Meßgrößen (Relative Wachstumsrate – RGR, Netto-Assimilationsrate – NAR, Blattflächenindex – LAI etc.) berechnet. Für der physiologischen Aspekt der vorliegenden Arbeit genügen AL und P.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

III. Die ökologischen Bedingungen

Die Abb. 4—7 geben die Einstrahlungs- und Temperaturverhältnisse auf der Kulturfläche während der gesamten Vegetationszeit 1968 wieder. Die Einstrahlungs-Tagessummen der Abb. 4 werden zur registrierbaren Einstrahlungsdauer (Abb. 5, oben) in Beziehung gesetzt (Abb. 5, unten). Die Tages- und Wochensummen haben jedoch für die Produktionsforschung wesentlich mehr Bedeutung als die mittlere stündliche Einstrahlung, die von April bis Juli ziemlich gleich hoch war und im Herbst viel langsamer sank als die Kurve der Tagessummen. Registrierbare Einstrahlungsdauer bedeutet, daß als Tagesbeginn für die produzierenden Pflanzen der Zeitpunkt des sichtbaren Abhebens der Einstrahlungskurve von der Null-Linie des Pyranographen angegeben wird. Dieses Abheben beginnt erst bei über 500 Lux. Die Dauer der photosynthetisch nutzbaren Strahlung pro Tag entspricht also nicht jener Tageslänge, die für photoperiodische Untersuchungen oder allgemein für Photomorphosen angegeben werden müßte. Die Registrierung von 500 Lux aufwärts macht es auch verständlich, daß in der Darstellung der Abb. 5 die Tageslänge bis zum Juni steiler ansteigt, als sie nach dem Juni abfällt.

Die Wochenmittel und Wochenmaxima der Temperatur in Abb. 6 geben uns ein Bild der Resistenzbreite, die von den Pflanzen während des strahlungsintensiven Frühjahrs erfordert wird. Die Amplitude zwischen den Maxima und den Minima wird zum Herbst hin immer kleiner. Abb. 7 gibt den Vergleich zwischen den Wochenmitteln der Temperatur und den Wochensummen der Strahlung. Der Frühjahrstyp ist gekennzeichnet durch große Strahlungsintensität bei niederem Temperaturmittel, bei etwa gleich hoher Einstrahlung steigt im Juni/Juli auch die Temperatur zu ihrem Maximum an. Der Herbst wird im raschen Absinken der Strahlung und dem viel langsameren der mittleren Temperatur kenntlich. Die später in Abb. 8 und 9 eingezeichneten Strahlungs- und Temperaturkurven der Ernteintervalle decken sich nicht mit dieser Darstellung der Kalenderwochen, da die Erntetermine meist in der Wochenmitte angesetzt waren. Zwei Phasen in der Darstellung Abb. 7 sind für die späteren Betrachtungen besonders wichtig: Die Koppelung extrem hoher Temperaturwerte mit hoher Einstrahlung an der Juni/Juli-Grenze und der folgende starke Temperatur- und Strahlungsabfall ab Mitte Juli. Beide Kombinationen entsprechen sommerlichen Extremen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

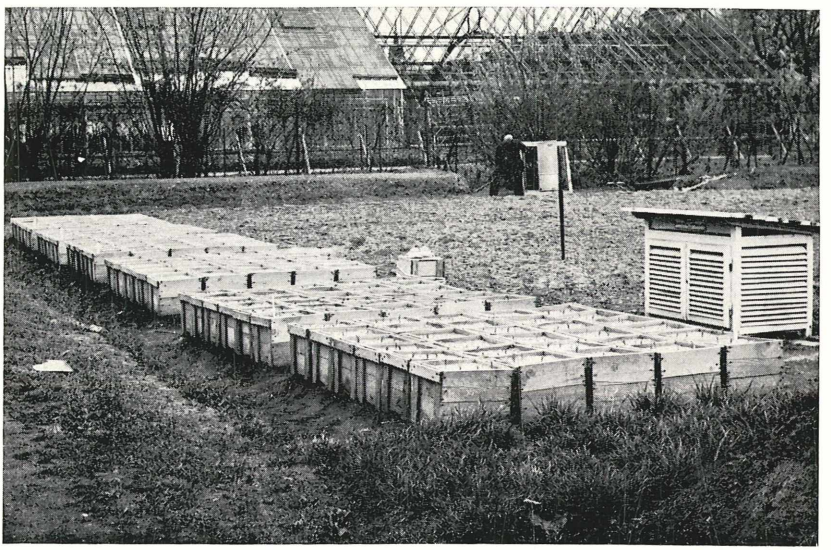

Abb. 3. 1. und 2. Aussaat.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

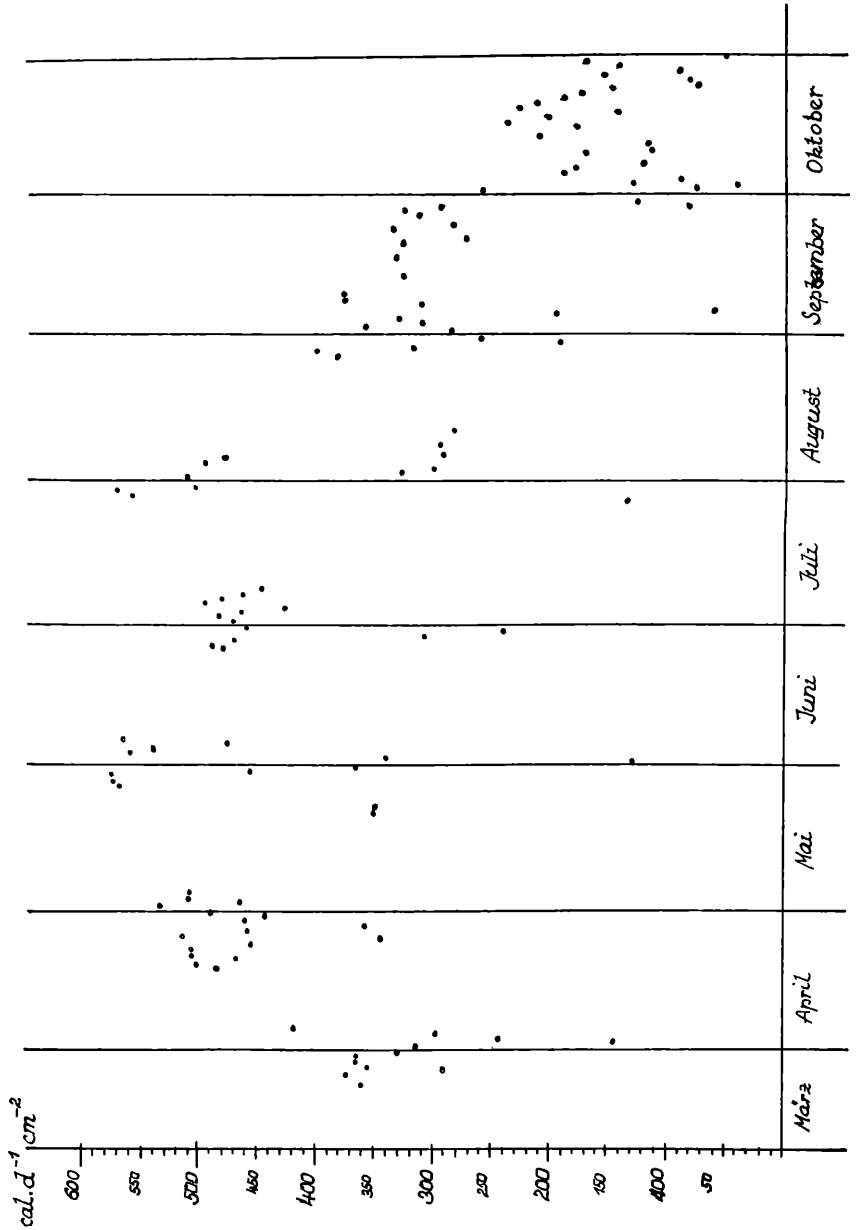

Abb. 4. Tagessummen der Einstrahlung.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

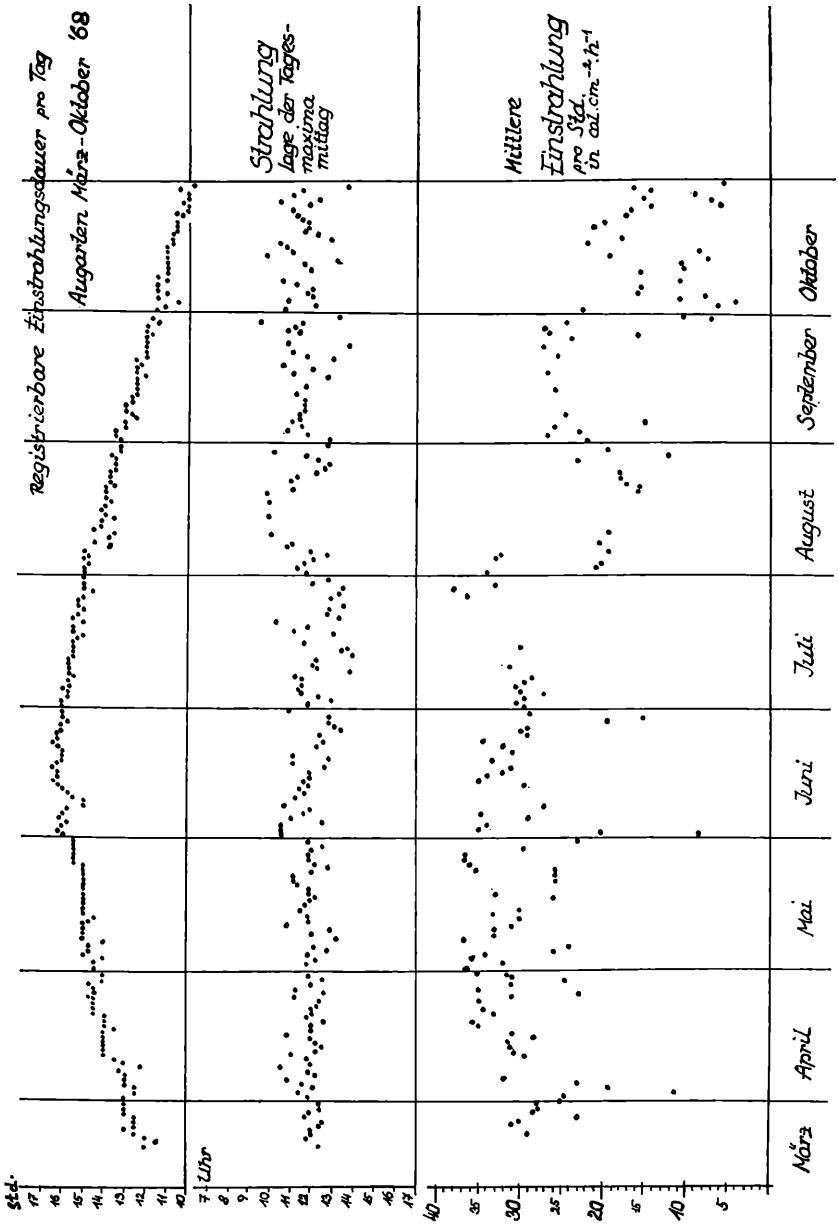

Abb. 5. Oben: Registrierbare Einstrahlungsdauer pro Tag; Mitte: Lage der Tagesmaxima; Unten: Mittlere Einstrahlung pro Stunde in cal·cm^{-2}.

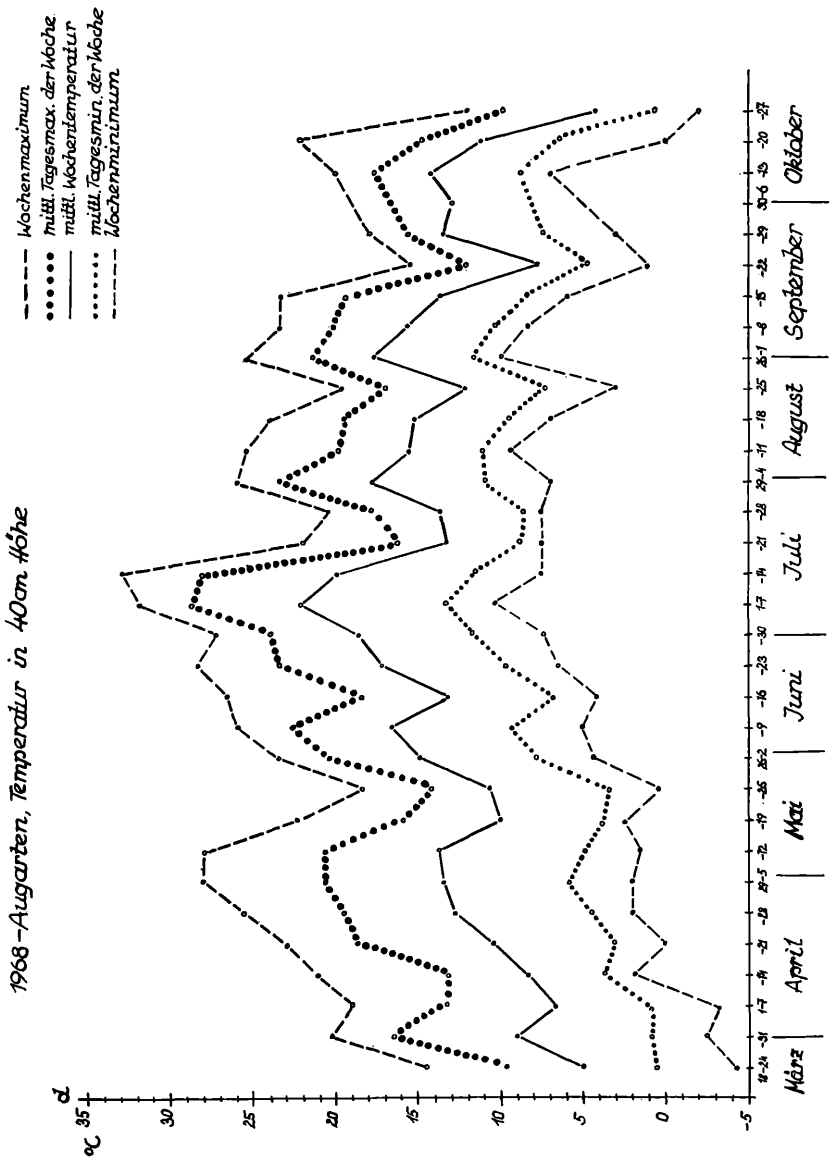

Abb. 6. Temperaturen in der Vegetationszeit 1968.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

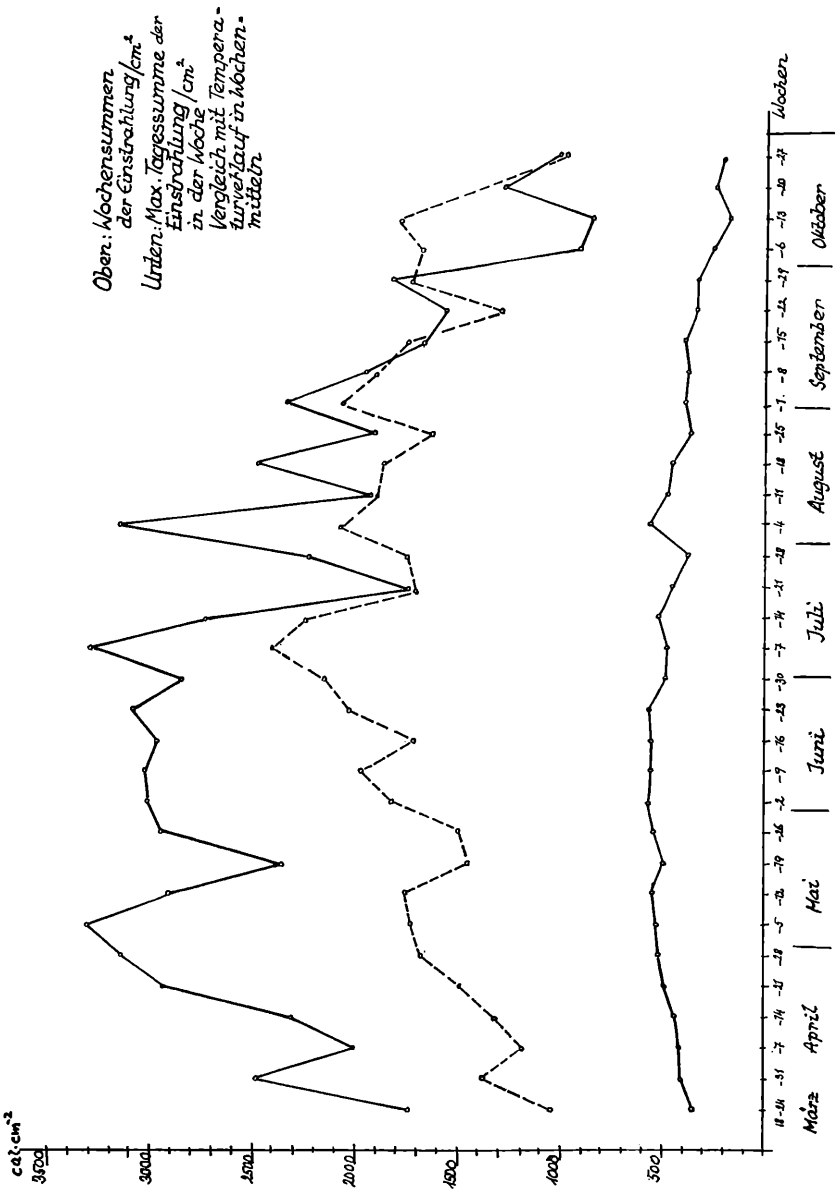

Abb. 7. Wochenmittel der Temperaturen (- - -) im Vergleich zu den Wochensummen und den maximalen Tagessummen der Einstrahlung.

IV. 1. Die Assimilationsleistung in ihrer Beziehung zu den ökologischen Faktoren

Die Berechnung der Assimilationsleistung (AL) nach WALTER ist, wie erwähnt, auf Grund der möglichen Ungenauigkeit des Photoplanimeters wahrscheinlich weniger exakt als eine Produktivitätserrechnung aus dem Trockengewicht. Es ist daher nicht

Tabelle 1. Assimilationsleistung physiologisch gleichalter Exemplare von *Helianthus*, *Phaseolus* und *Zea* zwischen Mai und Oktober.
a) geordnet nach steigender mittlerer Temperatur.

Temperatur in °C	11,4	12,3	13	13,2	14,6	15,4	16,2	20,1
Helianthus annuus	9,87	8,88	5,41	8,67	17,64	9,83	5,66	10,90
Zea mays	5,56		3,34	6,87	8,53	11,82	3,80	9,46
Phaseolus vulgaris	6,16		0,47	5,56	5,75	4,51	4,34	4,54

b) geordnet nach steigender mittlerer Einstrahlung/d im Ernteintervall.

mE in $cal \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$	203	303	316	381	414	444	479	563
Helianthus annuus	5,41	5,66	9,83	9,87	10,90	8,88	17,64	8,67
Zea mays	3,34	3,80	11,82	5,56	9,46		8,53	6,87
Phaseolus vulgaris	0,47	4,34	4,51	6,16	4,54		5,75	5,56

c) geordnet nach Monaten, nach steigender und fallender Tageslänge.

Monat	V	V	V	VI	VI/VII	VII	VIII	IX
Helianthus annuus	8,88	9,87	8,67	17,64	10,90	5,66	9,83	5,41
Zea mays		5,56	6,87	8,53	9,46	3,80	11,82	3,34
Phaseolus vulgaris		6,16	5,56	5,75	4,54	4,34	4,51	0,47

	Mittlere AL, berechnet nach WALTER (1948)	in %	Mittlere AL, zitiert nach WALTER (1960)	in %
Helianthus annuus	9,61	100	10,3	100
Zea mays	7,05	73,3	6,5	63
Phaseolus vulgaris	4,47	46,5	4,7	45

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unerklärlich, daß die Übereinstimmung der errechneten AL in unseren Versuchen (Tab. 1) weniger gut ist, wenn man zum Vergleich Angaben Walters (1960) über die drei Versuchspflanzen heranzieht. Vor allem liegt, in Prozent ausgedrückt, *Zea mays* wesentlich höher. Der neue Aspekt unserer Versuchsanordnung liegt in dem immer gleichen Alter der untersuchten Pflanzen. In Tab. 1 sind die errechneten Ernte-Durchschnittswerte der AL nach verschiedenen ökologischen Faktoren geordnet. Die Anordnung nach steigender mittlerer Einstrahlung pro Tag (b) ließe den Schluß zu, daß bei *Helianthus* die AL von 300 cal bis zum Spitzenwert recht gleichmäßig sei, mit einem Gipfel zwischen 450 und 500 cal. Ein Blick auf die Temperatur- und die Monatstabelle zeigt jedoch klar, daß eine isolierte Betrachtung von Produktivität und Einstrahlung höchst inkorrekt wäre. Extremwerte der Produktion sind immer mit extremen Lagen in einer der Anordnungen gekoppelt. So wird der *Helianthus*-Spitzenwert bei größter Tageslänge und mittlerer Temperatur erreicht. *Helianthus* zeigt eine geringere Temperaturempfindlichkeit im tiefen Bereich, *Zea mays* im hohen Bereich, *Phaseolus* fällt durch größere Gleichmäßigkeit auf, die nur vom steilen Abfall bei geringer durchschnittlicher Einstrahlung unterbrochen wird.

Die AL-Werte geben zwar die Möglichkeit, die Reihenfolge der drei Pflanzen klar festzulegen, doch lassen sich klare Trends viel weniger feststellen als bei den folgenden Produktivitätszahlen, die aufs Trockengewicht bezogen wurden. Auch die prozentuale Übereinstimmung mit den Angaben Walters ist bei dieser Berechnung wesentlich besser (vgl. Tab. 2). Ein prinzipieller Einwand gegen die AL-Formel darf ebenfalls nicht übersehen werden: Die Blattflächenentwicklung muß keineswegs immer parallel zur Trockengewichtszunahme laufen. Bei *Phaseolus* ist im Bereich Mai—Juni ganz klar eine gegenläufige Entwicklung dieser beiden Größen zu sehen (vgl. Abb. 12).

IV. 2. Der Zuwachs einzelner Organe gleichalter Pflanzen im Verlauf der Vegetationszeit

Da die Formel $\%Z \cdot d^{-1}$ in gleicher Weise auf Flächen wie auf Gewichte bezogen werden kann, stünden zur Darstellung der Zuwachsleistung sowohl Blattflächenwerte als auch Trockengewichts- und Frischgewichtsauswertungen zur Verfügung. Zum großen Teil wurden jedoch die Trockengewichtsberechnungen als die verläßlichsten Zahlen herangezogen.

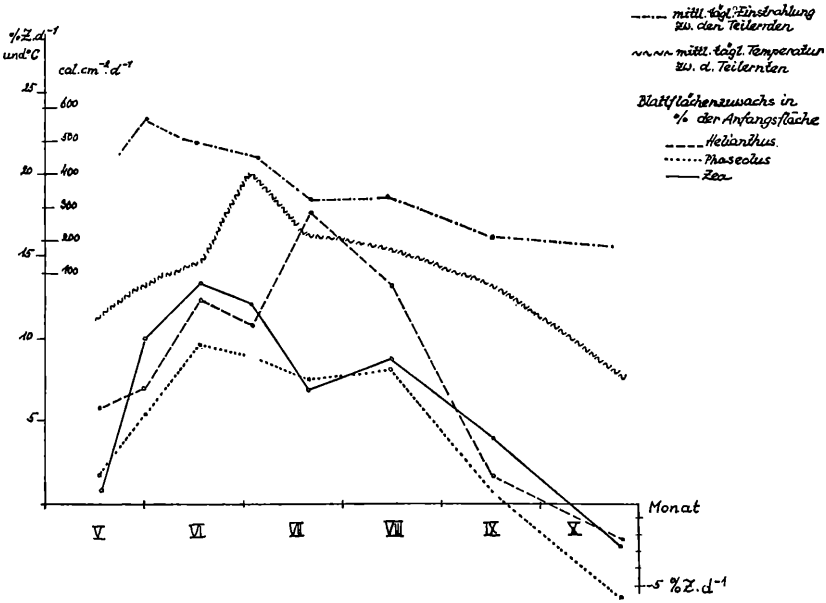

Abb. 8. Blattflächenzuwachs bei 16 Teilernten.

Abb. 8 zeigt den Blattflächenzuwachs in Verbindung mit der mittleren täglichen Einstrahlung und der Mitteltemperatur der Ernteintervalle. Die Verlaufskurve, die bis zur negativen Bilanz im Oktober führt, wird durch hochsommerliche Schwankungen beeinträchtigt, die im Zusammenhang mit den angeführten sommerlichen Extremsituationen zu sehen sind. Hohe Temperatur, gekoppelt mit hoher Einstrahlung, führt zu einem Absinken des Blattflächenzuwachses bei allen drei Arten, wobei *Zea mays* am wenigsten betroffen wird. Starkes Absinken von Strahlung und Temperatur führt zur weiteren Einschränkung von *Phaseolus* und *Zea*, bringt aber bei *Helianthus* den stärksten Blattflächenzuwachs des Jahres mit sich. Dieses Bild läßt sich in Abb. 9, das die Trockengewichtsproduktion der Blätter zeigt, weitgehend wiederfinden. Dennoch wird klar, daß die TG-Produktion und der Blattflächenzuwachs keineswegs völlig gleichlaufend sein müssen. Bei der 3. Ernte überwiegt die prozentuale Zunahme der Trockengewichte von *Zea*- und *Helianthus*-Blättern die Flächenzunahme bei weitem, *Phaseolus* zeigt sogar eine gegenläufige Tendenz. Neuerlich fällt auf, daß *Zea mays* bei der höchsten Mittel-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

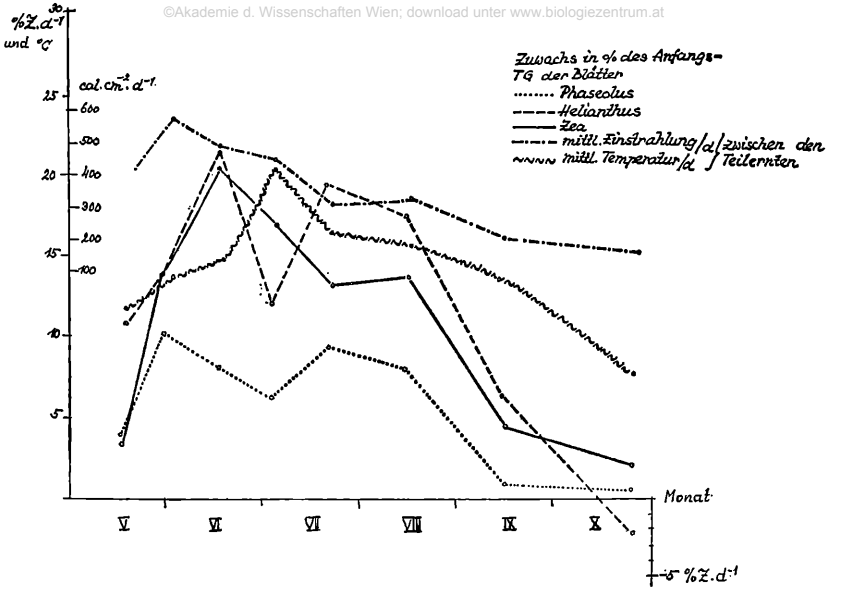

Abb. 9. Trockengewichtszuwachs der Blätter (bei *Zea:* der oberirdischen Organe).

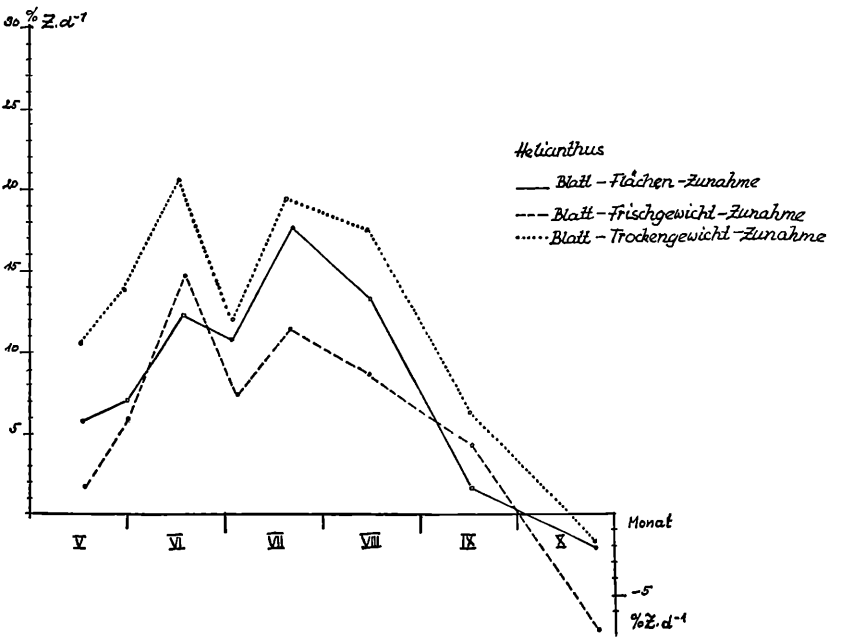

Abb. 10. Vergleich zwischen den Blattzuwachswerten auf verschiedener Berechnungsgrundlage bei *Helianthus*.

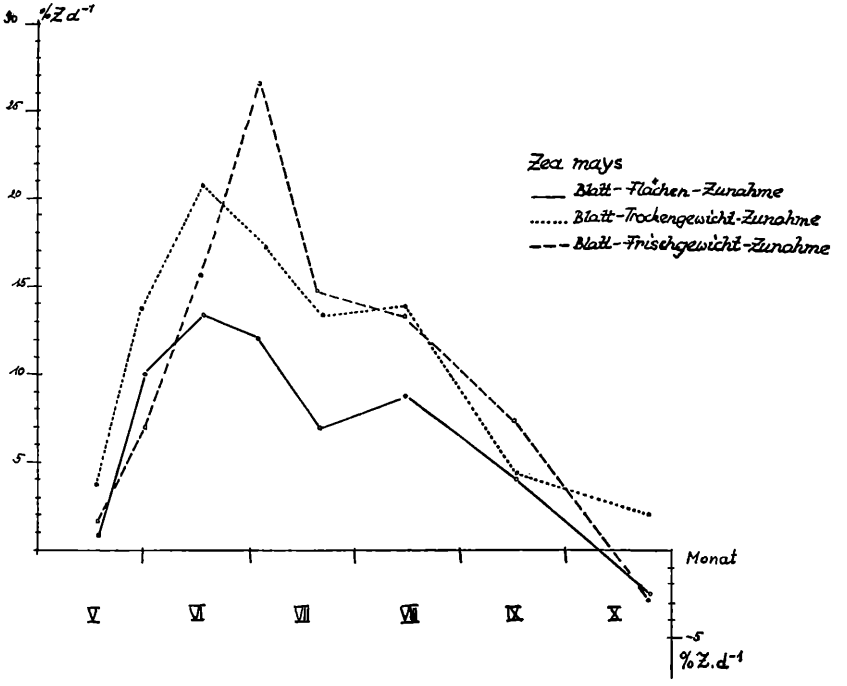

Abb. 11. Vergleich zwischen den Blattzuwachswerten auf verschiedener Berechnungsgrundlage bei *Zea*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

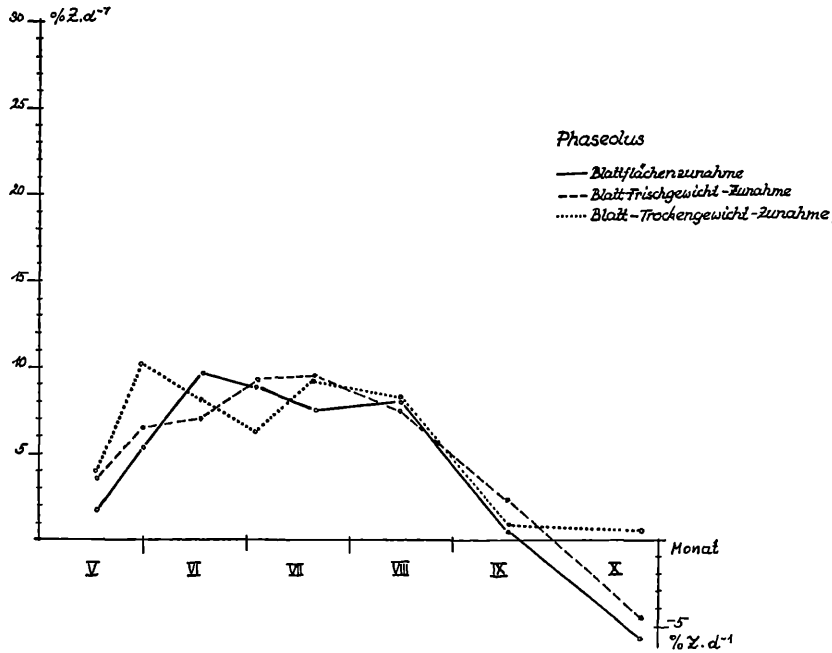

Abb. 12. Vergleich zwischen den Blattzuwachswerten auf verschiedener Berechnungsgrundlage bei *Phaseolus*.

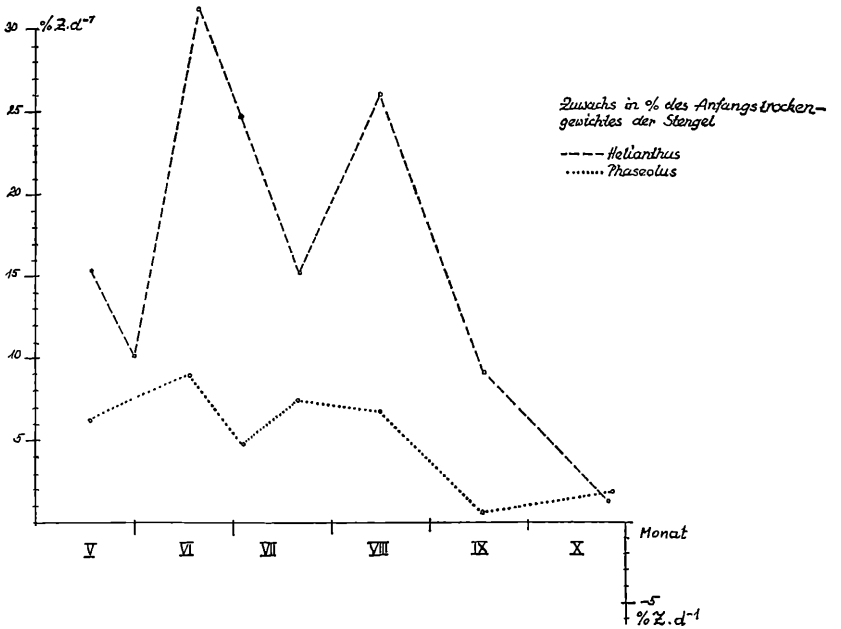

Abb. 13. Trockengewichtszuwachs der Stengel.

temperatur nicht den starken Produktionsabfall der beiden anderen Pflanzen erkennen läßt. Die noch positive Bilanz der Trockengewichte im Oktober bei *Zea* und *Phaseolus* wird ebenso wie die Schwankungen zwischen TG- und Flächenzunahme in den Abb. 10—12 verdeutlicht. Es sind Zusammenstellungen von Flächen-, TG- und FG-Zuwachs. *Helianthus* gibt uns ein Beispiel, wie die relativ ungünstigen Strahlungs- und Temperaturbedingungen der zweiten Julihälfte und des August durch starke Blattflächenvergrößerung überwunden werden, wie aber zur Zeit der besten Bedingungen (3. Ernte) eine etwa gleich hohe TG-Zunahme der Blätter bei viel geringerer Blättflächenentwicklung erreicht wird. *Zea mays* ist Intensivwurzler und besitzt aus diesem Grund und auch auf Grund der anders gesteuerten Gramineen-Transpiration (Stocker 1967) eine völlig andere Wasserkapazität als *Helianthus* und *Phaseolus*. Das läßt sich aus der nicht koordinierten Zunahme des FG während der heißesten Erntewoche ablesen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

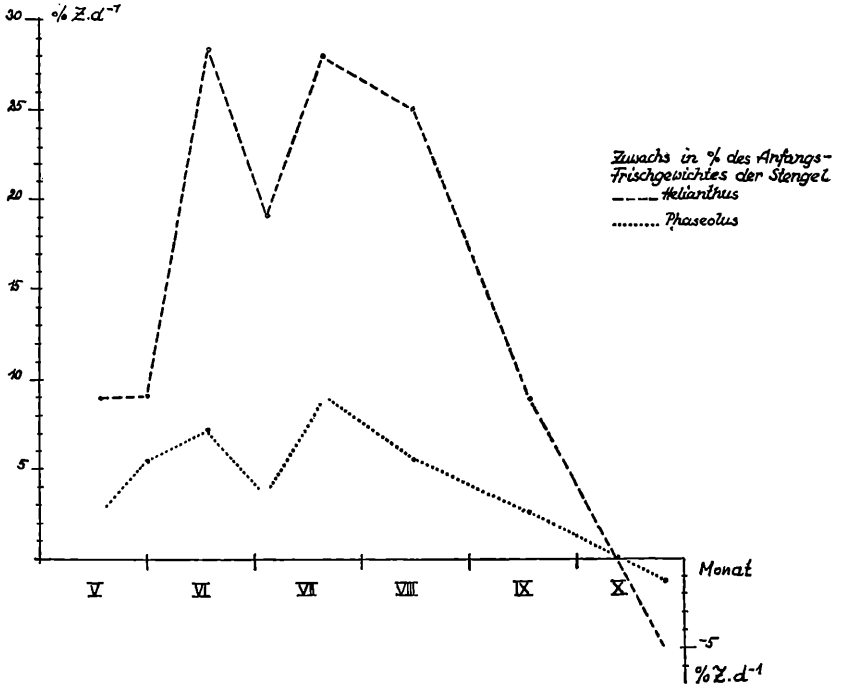

Abb. 14. Frischgewichtszuwachs der Stengel.

Phaseolus schließlich (Abb. 12) gibt das Bild der Gegenläufigkeit von Trockengewichts- und Flächenentwicklung. Die Diskrepanz zwischen FG und Fläche einerseits und TG andrerseits bei der letzten Ernte bedarf einer Besprechung. Obwohl die erstgenannten Zuwachsgrößen bereits negative Bilanz aufweisen, ist ein, wenn auch geringer, TG-Zuwachs zu verzeichnen. Der Unterschied ergibt sich aus den bereits abgestorbenen Pflanzenteilen, die nicht mehr als Frischgewicht oder Assimilationsflächen in die Bestimmung eingehen, wohl aber als TG. Von den noch nicht abgestorbenen Pflanzenteilen wird auch zwischen 17. und 24. Oktober bei *Phaseolus* und *Zea* meßbar photosynthetisiert.

Die Abb. 13 und 14 geben die Produktion an Stengelmasse bei *Helianthus* und *Phaseolus* wieder, einmal als TG-, zweitens als FG-Zuwachs ausgedrückt. Es ist ein zu den vorhergehenden Darstellungen gleichsinniger Einfluß der extremen Temperatur- und Strahlungsverhältnisse zu erkennen. Beachtenswert erscheint die

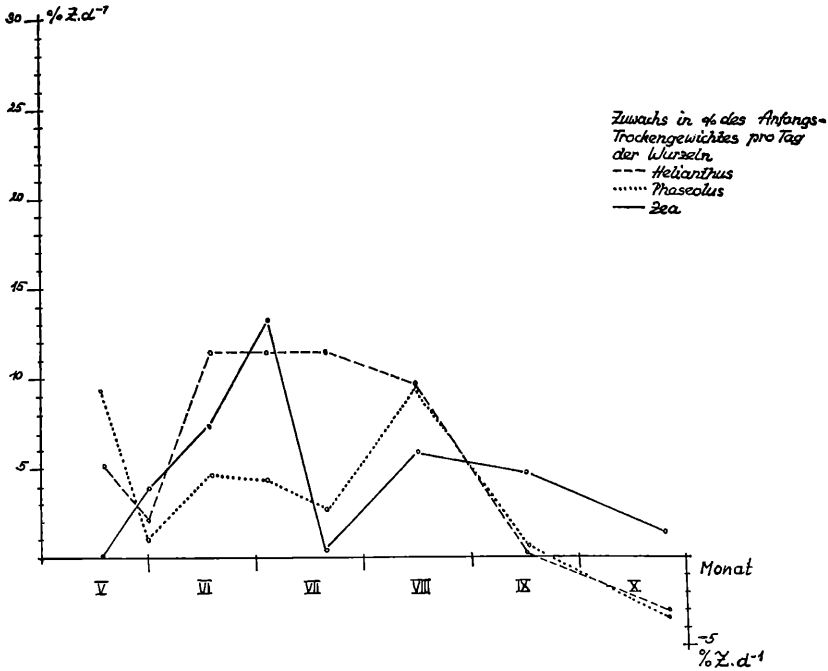

Abb. 15. Trockengewichtszuwachs der Wurzeln.

enorme Produktion an Stengelmasse bei *Helianthus*. Die Produktivität der Stengel (nicht der absolute Zuwachs) übertrifft in diesem Alter bei weitem die Blattproduktivität.

Die Abb. 15 und 16 zeigen die Verhältnisse bei den Wurzeln, wieder in TG- und FG-Zuwachs ausgedrückt. Die prozentuelle Gewichtszunahme wird durch höchste Temperaturen (4. Ernte) bei *Helianthus* und *Phaseolus* kaum beeinträchtigt, *Zea mays* aber zeigt zu dieser Zeit sogar eine beträchtliche Zunahme der Trockensubstanz, die von einem steilen Abfall der Wurzel-TG-Zunahme bei sinkenden Temperaturen und stark sinkender Einstrahlung (5. Ernte) gefolgt wird. Die FG-Zunahme macht diese Bewegung zwar mit (Abb. 16), aber keineswegs im gleichen Ausmaß, so daß wir es in der Zeit des Temperaturmaximums wohl mit einer besonders starken Speicherung von Assimilaten in der Wurzel zu tun haben. Eine ähnliche starke Speichertätigkeit konnte in eigenen Versuchen (in Vorbereitung) an *Pelargonium zonale* dann erreicht

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

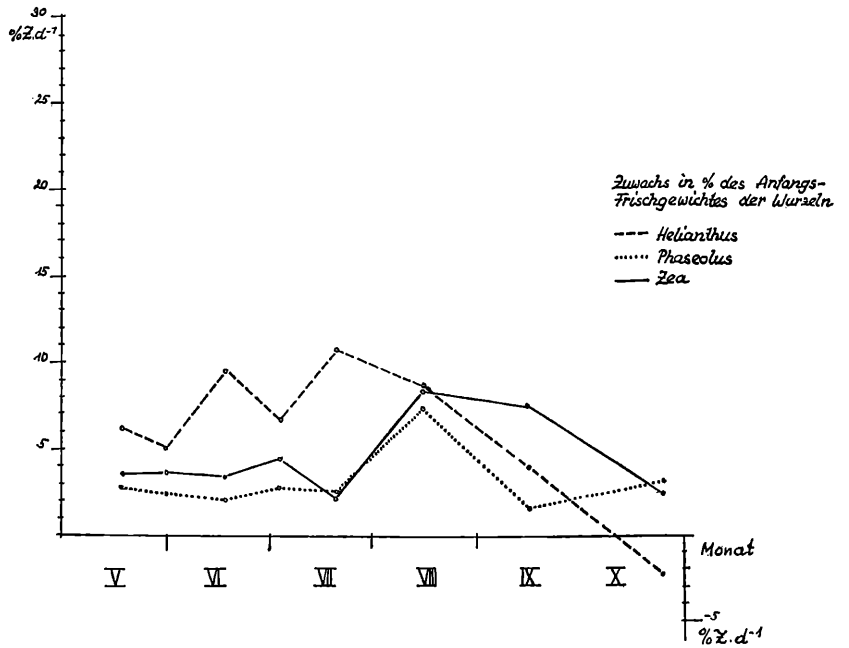

Abb. 16. Frischgewichtszuwachs der Wurzeln.

werden, wenn bei guten Produktionsverhältnissen experimentell ein sehr starkes Temperaturgefälle zwischen Sproß und Wurzel hergestellt wurde. Es wäre denkbar, daß auch bei *Zea mays*, das sehr tief wurzelt, die starke Zunahme des Wurzel-TG auf ein natürliches, starkes Temperaturgefälle bei hoher Lufttemperatur zurückzuführen ist.

IV. 3. Trockengewichtsanteile der Organe

Die prozentuale Verteilung des gesamten Trockengewichts auf die Pflanzenorgane ist ebenso wie die Zuwachsleistung von äußeren Faktoren abhängig. Auch bei gleichalten Pflanzen ergeben sich im Verlauf der Vegetationsperiode deutliche Verschiebungen. In Abb. 17 ist die Verteilung für *Helianthus* dargestellt. Der Blattanteil liegt in dieser Wachstumsphase während der ganzen Untersuchungszeit an der Spitze, fällt aber von seinem höchsten

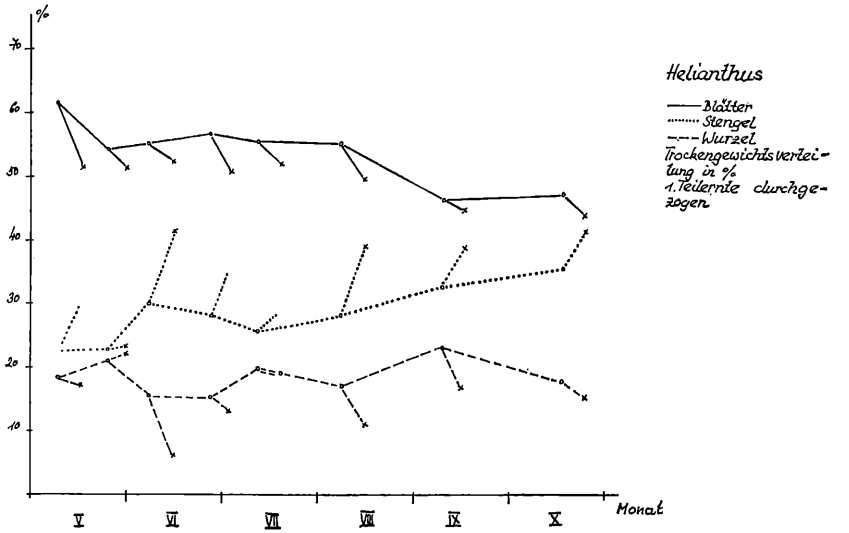

Abb. 17. Trockengewichtsverteilung auf die Organe bei *Helianthus*. Die abzweigenden Linien geben die Werte der zweiten Teilernten an.

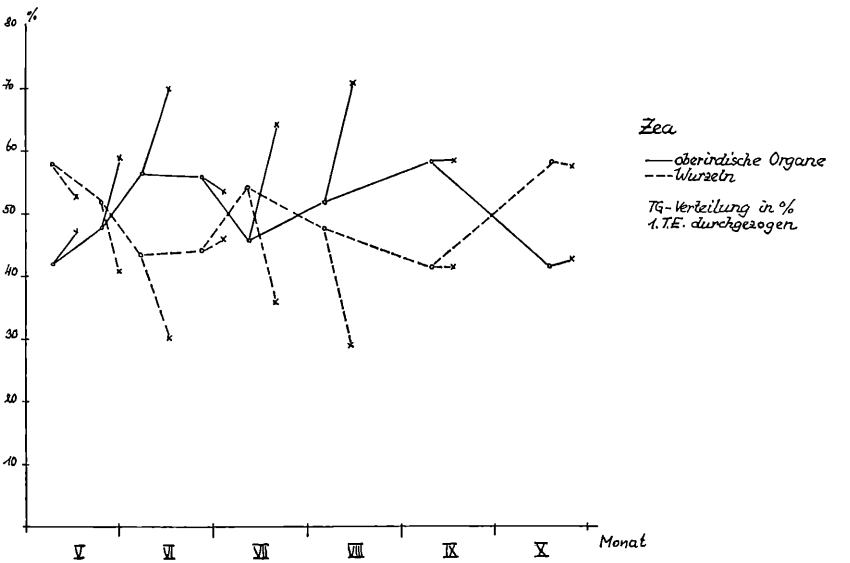

Abb. 18. Trockengewichtsverteilung bei *Zea*. (Siehe Legende Abb. 17.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

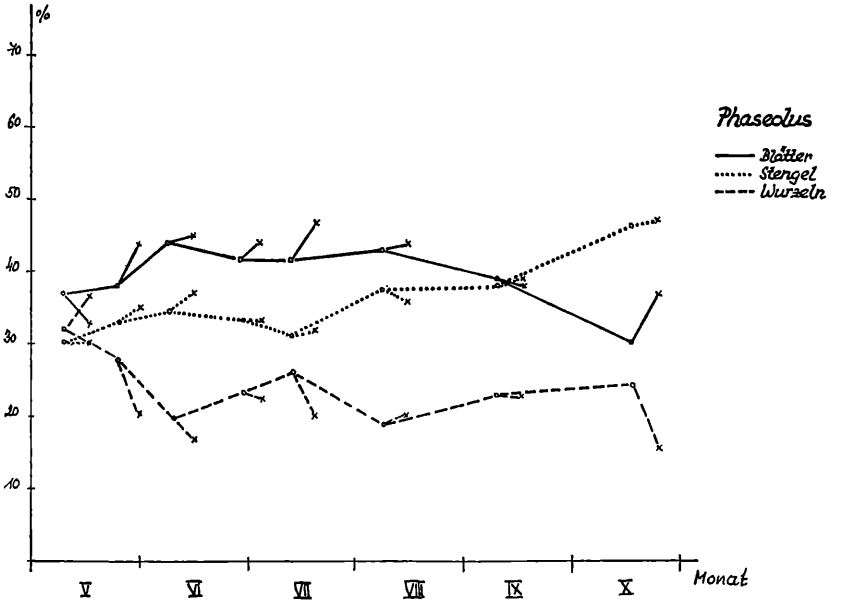

Abb. 19. Trockengewichtsverteilung bei *Phaseolus*. (Siehe Legende Abb. 17.)

Wert im Mai kontinuierlich bis zur letzten Ernte im Oktober. Spiegelbildlich zu diesem Verlauf steigt der Stengelanteil zum Herbst hin ständig an, während der Wurzelanteil keinen klaren Trend zeigt. Die drei durchgezeichneten Verlaufskurven sind jeweils aus den Werten der ersten Teilernte konstruiert, die abzweigenden Linien verbinden den Wert der ersten mit dem der zweiten Teilernte. Die Richtung der abzweigenden Linien sagt aus, daß *Helianthus* in dieser Lebensphase das Stengelwachstum stark forciert. Der prozentuale Anteil verschiebt sich bei allen zweiten Teilernten zugunsten der Stengelmasse. *Zea mays*, Abb. 18, konnte wiederum nur auf seine TG-Verteilung zwischen ober- und unterirdischen Organen geprüft werden. Es fällt vor allem der hohe Anteil der Wurzeln am Gesamt-TG auf, der allerdings während der Erntewoche (Abzweiger) zugunsten der oberirdischen Organe zurückgeht. Diese Richtung wird nur bei der 4. Ernte abrupt umgekehrt: Hier nimmt der Wurzelanteil weiter zu. Wie in Abb. 15 dargestellt, läßt sich dieser besonders starke Wurzelzuwachs mit der Zeit der höchsten Lufttemperatur und dem stärksten Temperaturgefälle zwischen Sproß und Wurzeln kombinieren. Die gegen-

läufigen Bewegungen der Sproß- und Wurzelanteile lassen sich insgesamt auf Temperaturbewegungen zurückführen. Tiefe Temperaturen bedeuten höheren Wurzelanteil, hohe Temperaturen eine Vergrößerung des Blattanteils.

Phaseolus, Abb. 19, verhält sich ähnlich wie *Helianthus*, allerdings mit zwei Ausnahmen. Es ist temperaturempfindlicher, wie der hohe Wurzelanteil und der relativ geringe Blattanteil der ersten Frühjahrsbestimmungen zeigen; und es zeigt einen unklaren Verteilungstrend während der Erntewoche. Zwar nehmen die Blattanteile, im Gegensatz zu *Helianthus*, in dieser Wachstumsphase meist zu und die Wurzelanteile ab, aber durch die Schwankungen des Stengelanteils wird das Entwicklungsbild recht undeutlich.

Tabelle 2.

Durchschnittliche Trockengewichtszunahme aller Organe der untersuchten Pflanzen, *Helianthus* jeweils als 100% angenommen.

Mittlere Temperatur in °C	11,4 (Mai)	13 (Sept.)	13,2 (Mai)	14,6 (Juni)	15,4 (August)	16,2 (Juli)	20,1 (Juni/Juli)
Helianthus	100	100	100	100	100	100	100
Zea	29	84	67	71	43	66	77
Phaseolus	54	8	52	35	37	59	34

Mittlere tägl. Einstrahlung $cal \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$	203 (Sept.)	303 (Juli)	316 (August)	381 (Mai)	414 (Juni/Juli)	479 (Juni)	563 (Mai)
Helianthus	100	100	100	100	100	100	100
Zea	84	66	43	29	77	71	67
Phaseolus	8	59	37	54	34	35	52

	Durchschnittliche Zunahme in %	Durchschnittliche Assimilationsleistung nach WALTER (1960) in %
Helianthus	100	100
Zea	62,5	63
Phaseolus	40	45

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

IV. 4. Der Zuwachs im Vergleich zur Assimilationsleistung

Die Gründe für die Bevorzugung der Maßgröße $\%Z \cdot d^{-1}$ wurden bereits dargelegt. Um nun eine Möglichkeit zum Vergleich mit der von Walter (1960) angeführten AL von *Helianthus*, *Zea* und *Phaseolus* zu erhalten, berechneten wir die Trockengewichtszunahme nach Prozenten, wobei das produktive *Helianthus* mit 100% angesetzt wurde. Tab. 2 gibt wiederum eine Reihung der Erntewerte nach der mittleren Temperatur und der mittleren täglichen Einstrahlung der Ernteintervalle. Die Prozent-Verteilung gibt zwar keinen Aufschluß über den absoluten Zuwachs, aber die Mittelwerte aller Ernten (die negative Bilanz der Oktoberernte wurden dabei nicht berücksichtigt) lassen den Vergleich mit den Angaben Walters zu, die ebenfalls in % der AL von *Helianthus* angegeben wird. Die Entsprechung ist wesentlich besser als im Vergleich Tab. 1.

In ein anderes Zahlenverhältnis gebracht, ist die durchschnittliche Produktivität

$$Phaseolus : Zea : Helianthus = 1 : 1{,}6 : 2{,}5$$

Die beobachtete maximale Produktion der drei untersuchten Pflanzen ergibt folgende kürzeste Verdoppelungszeit des TG (aufgerundet in Tagen):

Tabelle 3.

	Helianthus Tage	*Zea* Tage	*Phaseolus* Tage
Blätter	5	5	10
Stengel	3	5	11
Wurzel	8	8	10
Gesamt-TG	ca. 5	ca. 7	ca. 12

Die zuletzt in Tab. 3 angeführten Verdoppelungszeiten des Gesamt-TG müssen keineswegs Durchschnittswerte der Organ-Zuwachsleistungen sein, da diese ihr jeweiliges Maximum nicht zur gleichen Zeit und unter gleichen äußeren Bedingungen erreichen.

Alle zur Verfügung stehenden Zuwachswerte wurden nach der Formel $N = P \cdot E^{-1}$ auf die mittlere Tageseinstrahlung der Ernteintervalle bezogen. Die berechneten Nutzungszahlen sind in Abb. 20 in interpolierter Darstellung eingetragen. Die Strahlungsnutzung hat nach dieser Darstellung bei *Zea* eine größere Amplitude als bei *Helianthus* und *Phaseolus*, die Nutzung im mittleren Ein-

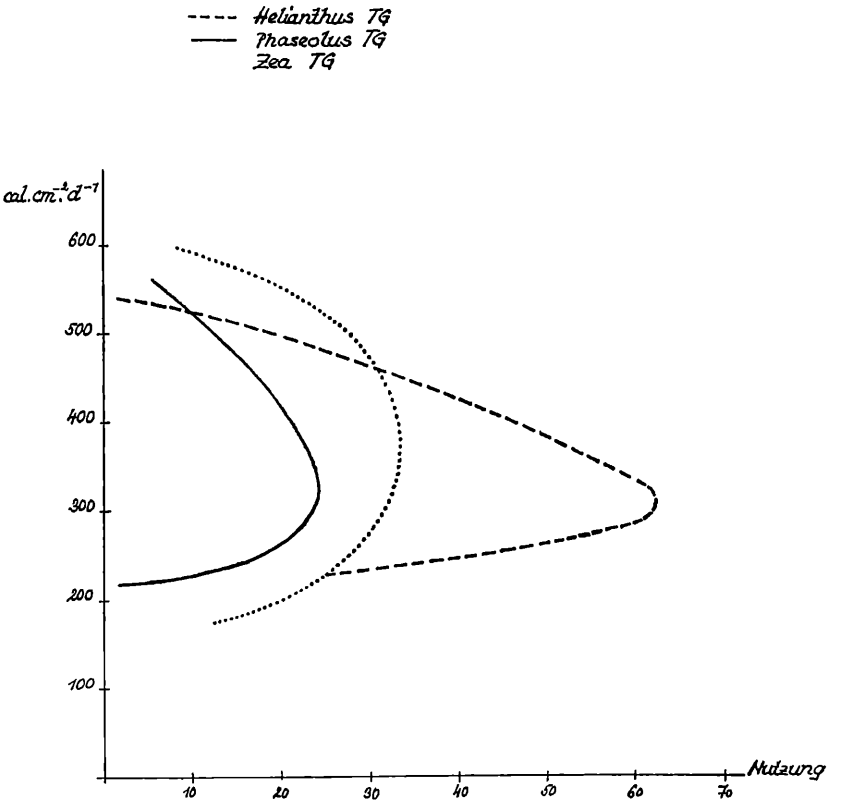

Abb. 20. Einstrahlungsnutzung ohne Bezug auf die mittlere Temperatur.

strahlungsbereich ist allerdings bei *Helianthus* intensiver. Der Nachteil dieser Darstellung liegt in der Vernachlässigung der Temperaturwerte. Es ist auch zweifelhaft, ob sich solche Nutzungskurven völlig reproduzieren lassen.

V. Besprechung

Die komplexen Beziehungen zwischen Temperatur, Beleuchtungsstärke, CO_2-Konzentration und Produktion sind nur sehr schwierig aufzudecken. Die CO_2-Konzentration ist dabei aus unserer Betrachtung auszuschließen, da sie im lockeren Bestand unserer Kulturen nach URAS-Messungen keinen größeren Schwankungen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unterworfen ist. Die Beziehung zwischen Temperatur und Produktion ist primär dadurch geregelt, daß die Licht-Atmungskurve mit der Temperatur stärker ansteigt als die Brutto-Photosynthese. Die von uns gemessene Nettoproduktion muß also notwendigerweise schon in Temperaturbereichen abnehmen, wo keineswegs eine Beeinträchtigung des photosynthetischen Apparats durch zu hohe Temperatur zu erwarten ist. Schon seit Matthaei (1905) ist jedoch bekannt, daß die Wirkung von Temperaturveränderungen durch die Beleuchtungsstärke beeinflußt wird (vgl. Stålfelt 1960). Dieses Ergebnis wurde in der Folge vielfach bestätigt, wobei die ursprüngliche Annahme Lundegårdhs (1924, 1927), es gebe bei bestimmter Beleuchtungsstärke mehrere Temperaturoptima, sich nicht bestätigte. Die Richtigkeit der eingipfeligen Temperaturkurve bei steigendem Licht und der eingipfeligen Lichtkurve bei steigender Temperatur bestätigte sich in vielen Arbeiten (vgl. etwa Müller 1928, Stålfelt 1937, 1938, Pisek und Winkler 1959). Zweifellos besitzen die Pflanzen, besonders der paläarktischen und arktischen Region insofern eine Akkomodationsfähigkeit, als ein Produktionsoptimum bei niedriger Temperatur und geringerer Beleuchtungsstärke, mit steigender Temperatur aber bei immer höherer Beleuchtungsstärke nachgewiesen werden kann. Wie Walter (1960) betont, ist das ökologisch „sehr wichtig, da geringe Lichtintensitäten sehr häufig mit niedrigen Temperaturen gekoppelt sind". Neben dieser Verlagerung der Optima im Zusammenspiel zwischen Licht und Temperatur gibt es, wie Stålfelt (1960) schreibt, auch langsamer verlaufende Änderungen, die als Anpassungserscheinungen an Jahreszeit und klimatische Faktoren gebunden sind. „Über ihre Verbreitung und ökologische Rolle sind wir nur lückenhaft unterrichtet." (Stålfelt 1960: 104).

Bei der Betrachtung der Abb. 21—23 ergibt sich jedoch, daß diese Anpassung auch bei Pflanzen geographisch ähnlicher Herkunft sehr unterschiedlich sein kann. Oberdorfer (1962) gibt für alle drei Versuchspflanzen ein Herkunftsgebiet an, das sich zwischen dem nördlichen Südamerika und dem südlichen Nordamerika befindet. Wir können nun nach der Produktivität im Zusammenhang mit Licht und Temperatur zwei sehr unterschiedliche Typen aus den drei Arten herauslesen.

Helianthus und *Phaseolus* zeigen, wenn auch in verschiedener Produktivitätshöhe, ein ähnliches Bild. Die Zuwachsleistung steigt mit der Einstrahlung in zwei verschiedene Niveaus. Die Niveaus sind mit Temperaturbereichen gekoppelt. Bei *Helianthus* wird das untere Niveau durch die Temperaturen (Mittel) 11, 13

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

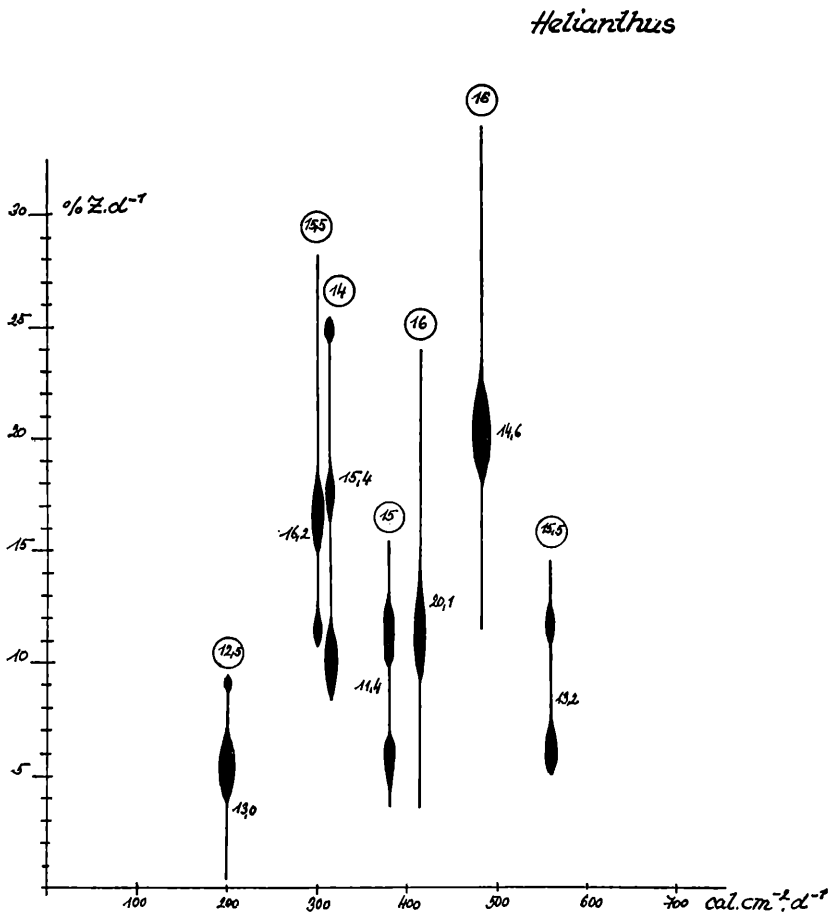

Abb. 21. Produktivität in Beziehung zur mittleren Temperatur (seitlich stehende Zahlen), zur mittleren täglichen Einstrahlung (Abszisse) und zur Tageslänge (Zahlen in den Kreisen) bei *Helianthus*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

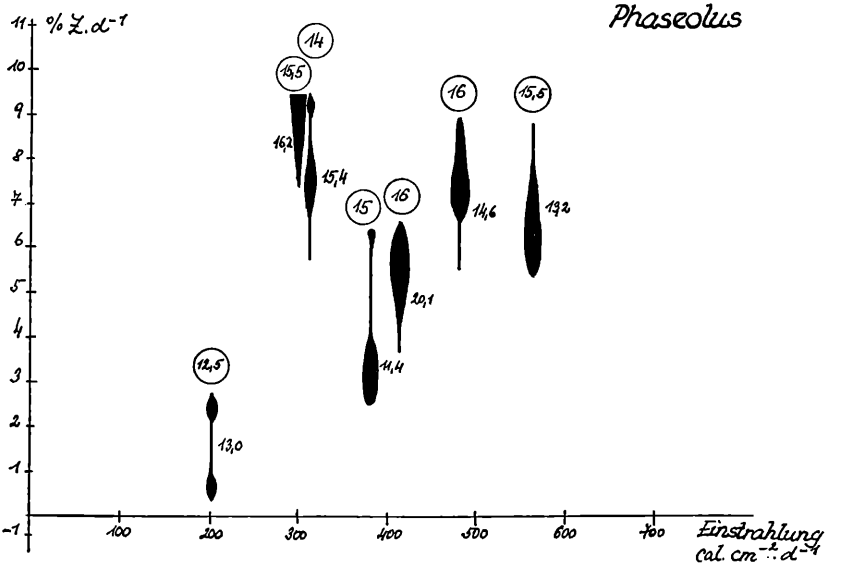

Abb. 22. Produktivität bei *Phaseolus*. Vgl. Legende zur Abb. 21.

und 20° gekennzeichnet, das höhere durch einen Mittelbereich zwischen 14,6 und 16,2°. Eine Durchschnittstemperatur von 20,1° läßt also die Zuwachsleistung wieder auf die Höhe der ungünstigen tieferen Temperaturen abgleiten. Die Darstellung in Form eines Banddiagramms wurde gewählt, um alle verfügbaren Produktionswerte eintragen zu können. Eine Verbreiterung des Bandes bedeutet eine Häufung der Werte in diesem Bereich. Die Tageslänge kann keine besondere Rolle spielen. Wir sehen, daß eine registrierte Tageslänge von 14 Stunden bei 15,4° und mittlerer Einstrahlungssumme die Produktionshöhe keineswegs drückt. Eine Intensivierung der Einstrahlung wirkt sich zwar bis zu der von uns gemessenen Maximaleinstrahlung von 563 $cal \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$ in jedem Fall fördernd aus, ein hohes Produktionsniveau kann jedoch nur erreicht werden, wenn sich das Mittel der registrierten Temperatur-Tagesverläufe in recht engem Rahmen von etwa 14 bis 17° hält (vgl. Schemazeichnung Abb. 24a). Noch enger ist dieser optimale Bereich bei *Phaseolus*. Hier fällt auch die Durchschnittstemperatur von 14,6° bereits deutlich zum Niveau der ungünstigen Produktionstemperaturen ab. Das Ergebnis, das wir bei Helianthus gewannen, findet eine Stütze in einer Darstellung von Pisek und Winkler (1959).

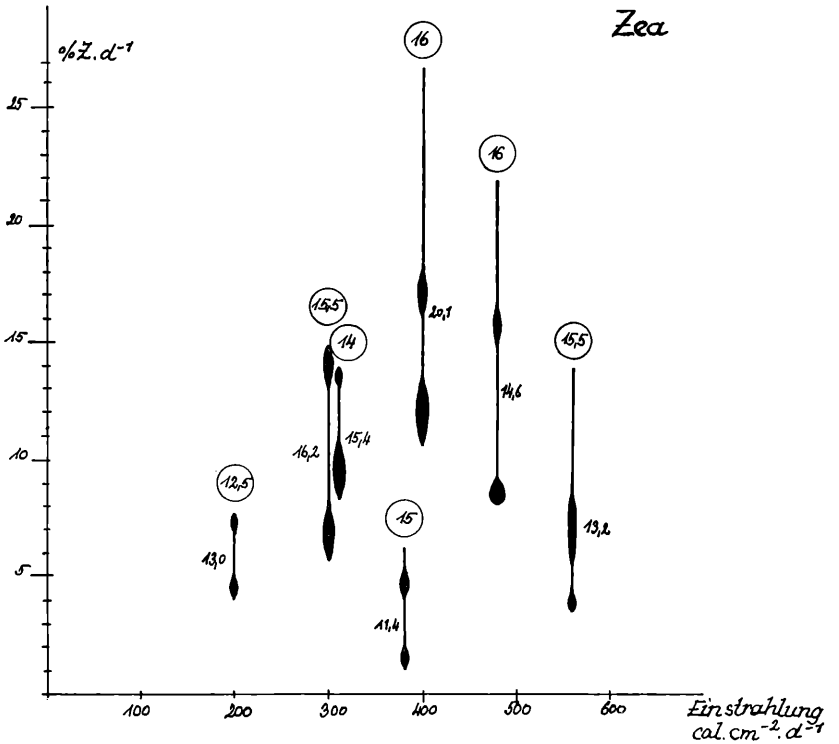

Abb. 23. Produktivität bei *Zea*. Vgl. Legende zur Abb. 21.

Die Autoren untersuchten die „Nettoassimilation" der Sonnenblume (Jungpflanzen) mit Hilfe des URAS bei variabler Einstrahlung und Temperatur. Die 20^0-CO_2-Aufnahme liegt etwas über der 10^0-Kurve, die CO_2-Aufnahme bei 30^0 deutlich unter den beiden ersten Niveaus. Eine gleichmäßige Temperatur von 20^0 ist nun keineswegs mit einer Mitteltemperatur von 20^0 im natürlichen Tagesgang gleichzusetzen. Diese Mitteltemperatur bedeutet im konkreten Fall Maxima über 30^0. Erst in dieser Sicht gewinnen die beiden Darstellungen eine Basis der Vergleichbarkeit, dann aber wird auch die Übereinstimmung augenfällig.

Ein völlig anderes Bild bietet sich bei *Zea mays*. Die tiefste Temperatur, $11{,}4^0$, drückt die Produktivität auch in einem günstigen Einstrahlungsbereich auf ein Minimum, wenig darüber liegt ein

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Niveau der 13°-Werte, wobei sehr starkes Ansteigen der mittleren Einstrahlung nur eine geringe Zuwachssteigerung zur Folge hat. Einen steileren Anstieg finden wir im günstigeren Bereich 14 bis 17°, die maximale Produktivität aber bei mittelhoher Einstrahlung und der höchsten Mitteltemperatur von 20,1°.

Der Produktionsanstieg bis zur höchsten Mitteltemperatur ist schematisch in Abb. 24b dargestellt. Ein so hoher Produktivitätswert in diesem Temperaturbereich (Maxima über 30°) ist nur aus einem geringeren, temperaturabhängigen Anstieg der gesamten Atmung im Vergleich zur Brutto-Photosynthese zu erklären. Es ist bekannt, daß eine ökologisch definierte Gruppe von Pflanzen,

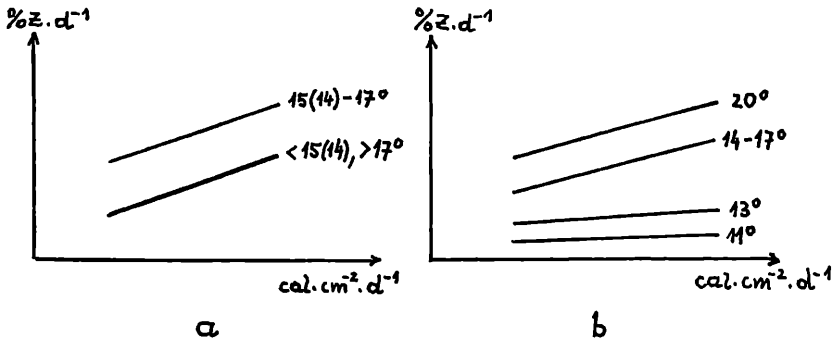

Abb. 24. Schema der temperaturabhängigen Produktionsniveaus bei a: *Helianthus* und *Phaseolus*; b: *Zea*.

insbesondere tropisch-subtropische Gramineen und Cyperaceen, aber auch Dikotyle, die Lichtatmung nicht bis zur Freisetzung von CO_2 betreiben, sondern das durch Glykolat-Oxidation gebildete Glyoxylat reassimilieren (vgl. z. B. ZELITCH 1966, JACKSON 1966, EVERSON and SLACK 1968, JOHNSON and HATCH 1968). *Zea mays* gehört zu diesem Typ, der auch anatomisch durch strahlige Anordnung des Assimilationsparenchyms um die Gefäßbündel klar abgesondert erscheint. Sein CO_2-Kompensationspunkt liegt zwischen 0 und 5 ppm, ähnlich wie bei den tropisch-subtropischen Gramineen *Sorghum* und *Saccharum* (ZELITCH 1966), während Gramineen nördlicherer Herkunft, wie *Triticum* oder *Hordeum*, bei 20°C Kompensationspunkte um 90 ppm CO_2 besitzen, im Verlauf der Lichtatmung also offensichtlich größere Mengen CO_2 freisetzen. Die Produktivität von *Zea*, *Sorghum* und *Saccharum*

wird als zwei- bis dreimal so hoch wie jene von *Triticum* und *Hordeum* angegeben. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß diese Diskrepanz auch aus der Fähigkeit resultiert, bei hohen Temperaturen, die bei anderen Pflanzen bereits zum Produktionsabfall führen, die Nettoproduktion noch weiter zu steigern. Dieser Gesichtspunkt scheint neben dem des rationellen Wasserhaushalts (Möglichkeit des Spaltenschlusses ohne CO_2-Einbuße) von Bedeutung, ja vielleicht sogar wichtiger, da nach STOCKERS (1967) Angaben die Gräser auch trockener Standorte imstande sind, auf Grund eines hochsensiblen Spaltenspiels auf die Mittagsdepression der Transpiration und damit der CO_2-Aufnahme zu verzichten. Jedenfalls ist die Modifizierung der Lichtatmung als ökologische Anpassung zu verstehen.

VI. Zusammenfassung

Nach den Richtlinien des Initialprogramms der Sektion PP (Production Processes) des Internationalen Biologischen Programms wurden im Raum von Wien, Österreich, Produktionsuntersuchungen an *Helianthus annuus*, *Zea mays* und *Phaseolus vulgaris* durchgeführt. Die Organ- und Gesamtzuwachsraten wurden an gleich alten Pflanzen immer neuer Aussaaten während der Vegetationszeit zwischen Mai und Oktober bestimmt, ebenso der Zuwachs der Assimilationsflächen und die Trockengewichtsverteilung innerhalb der Pflanzen (Abb. 8—24).

Die errechnete durchschnittliche Produktivität im beobachteten jugendlich-vegetativen Stadium der Pflanzen ist im Verhältnis *Phaseolus*:*Zea*:*Helianthus* gleich 1:1,6:2,5. Das Maximum der Produktion liegt bei den einzelnen Versuchspflanzen — bei gleicher Mineralstoff- und Wasserversorgung — je nach ihren Ansprüchen hinsichtlich Energieeinstrahlung und Temperatur verschieden hoch. Die gefundenen Maximalwerte ergeben für *Helianthus* eine kürzeste Verdoppelungszeit des Gesamt-Trockengewichts von 5, bei *Zea* von 7 und bei *Phaseolus* von 12 Tagen (Tab. 3).

Im Bezugsschema „mittlere Temperatur — mittlere tägliche Einstrahlungssumme — Produktion" zeigen *Helianthus* und *Phaseolus* ein relativ enges Optimum der Mitteltemperatur im Bereich von ca. 14 bis 17°C, *Zea* steigert die Zuwachsrate bis zur höchsten Mitteltemperatur des Sommers (20,1°). Die Gründe für dieses abweichende Verhalten von *Zea mays* werden diskutiert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

Blackman, G. E., 1964: Photosynthetic activity and energy conversion. Suggestions for Initial Programme. IBP News *1*, 1.

Dirmhirn, I., 1958: Untersuchungen an Sternpyranometern. Arch. Meteor., Geophys. u. Bioklim. *9*, 124.

Everson, R. G., and C. R. Slack, 1968: Distribution of carbonic anhydrase in relation to the C_4-pathway of photosynthesis. Phytochem. *7*, 581.

Jackson, W. A., 1966: Comments on water and CO_2 transport in the photosynthetic process. In: Harvesting the sun (Ed. by A. San Pietro, F. A. Greer, and Th. J. Army). New York—London: Academic Press.

Johnson, H. S., and M. D. Hatch, 1968: Distribution of the C_4-Dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its occurrence in Dicotyledonous plants. Phytochem. *7*, 375.

Lundegårdh, H., 1924: Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Biochem. Z. *154*, 195.

— 1927: Die Kohlensäureassimilation der Zuckerrübe. Flora (Jena), N. F. *21*, 273.

Matthaei, G. L. C., 1905: Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. On the effect of temperature on carbon-dioxide assimilation. Phil. Trans. *B 197*, 47.

Müller, D., 1928: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta *6*, 22—39.

— 1960: Ökologische Energetik der Photosynthese. In: Hdb. d. Pflanzenphysiol. (hrsg. v. W. Ruhland) *V/2*, 255. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer.

Oberdorfer, E., 1962: Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer.

Pisek, A., und E. Winkler, 1959: Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO_2-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Planta *53*, 532.

Richter, G., 1969: Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. Stuttgart: Thieme.

Schropp, W., 1951: Der Vegetationsversuch. 1. Die Methodik der Wasserkultur höherer Pflanzen. Methodenbuch, Bd. VIII. Radebeul und Berlin: Neumann.

Simonis, W., 1960: Experimentell erzeugte Anpassungen. In: Hdb. d. Pflanzenphysiol. (hrsg. v. W. Ruhland) *V/2*, 269. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer.

Stålfelt, M. G., 1937: Der Gasaustausch der Moose. Planta *27*, 30.

— 1938: Der Gasaustausch der Flechten. Planta *29*, 11.

— 1960: Temperatur. In: Hdb. d. Pflanzenphysiol. (hrsg. v. W. Ruhland) *V/2*, 100. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer.

Stocker, O., 1967: Der Wasser- und Photosynthesehaushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionsproblem des Grastypus. Flora *B*, *157*, 56.

TRANQUILLINI, W., 1960: Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. In: Hdb. d. Pflanzenphysiol. (hrsg. v. W. RUHLAND) *V/2*, 305. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer.

TURNER, H., 1958: Über das Licht- und Strahlungsklima einer Hanglage der Ötztaler Alpen bei Obergurgl und seine Auswirkung auf das Mikroklima und auf die Vegetation. Arch. Meteor., Geophys. u. Bioklim. *B 8*, 273.

WALTER, H., 1948: Der Assimilathaushalt unserer Kulturpflanzen unter feldmäßigen Bedingungen. Biol. Zbl. *67*, 89.

— 1960: Einführung in die Phytologie *III/1*. Standortslehre. 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer.

WILLIAMS, R. F., 1946: The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation. Ann. of Bot. *10*, 41.

ZELITCH, I., 1966: Water and CO_2 transport in the photosynthetic process. In: Harvesting the sun (Ed. by A. SAN PIETRO, F. A. GREER, and TH. J. ARMY). New York—London: Academic Press.